

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Zuzana Matějovská**

Specifika lokomoce ženy z ekologické a evoluční perspektivy

*Specifics of female locomotion from ecological and evolutionary perspective*

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Hora, Ph.D.

Praha 2017

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 12. 5. 2017

Podpis

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala mému školiteli Mgr. Martinu Horovi, Ph.D. za trpělivé vedení bakalářské práce, rady poskytované během konzultací a za ochotu, se kterou odpovídal na mé otázky. Dále děkuji své rodině a blízkým za jejich podporu, trpělivost a pomoc.

## **Abstrakt**

Práce si klade za cíl především seznámit se se specifiky ženské lokomoce, přiblížit si morfologické znaky pohlavního dimorfismu a určit, jaký vliv můžou mít na lidskou lokomoci. Nejdříve se v práci zabýváme pohlavním dimorfismem v morfologii člověka, který porovnáваме s dimorfismem u primátů. Zaměřujeme se především na velikost a proporce těla, délku dolních končetin a pánev. V práci dále věnujeme více prostoru ženským lokomočním nákladům, optimální rychlosti, náročnosti a rozdílům lokomoce během těhotenství či transportu potomků a specifika z části vysvětlujeme pohlavním dimorfismem. V poslední části se zabýváme porodním dilematem, ve kterém dle prvotně formulované hypotézy představuje lidská pánev kompromis mezi porodem a bipední lokomocí. Za pomoci novějších poznatků jsme přišli ke zjištění, že lidský porod nemusí být limitován bipedií, jak se předpokládá v původní hypotéze.

**Klíčová slova:** pohlavní dimorfismus, optimální rychlost chůze, lokomoční náklady, těhotenství, transport, porodní dilema

## **Abstract**

This thesis will introduce the specifics of female locomotion, describe the level of morphological sexual dimorphism, and determine their effects on human locomotion. First of all, the thesis focuses on human sexual dimorphism in morphology and compares it with sexual dimorphism in primates. It focuses primarily on body size and proportions, lower limb length, and the pelvis. Additionally, the thesis analyses how sexual dimorphism explains the female costs of locomotion, optimal speed, and the differences in locomotion during pregnancy, infant carrying, and load carrying. Finally, the thesis analyses obstetrical dilemma hypothesis, which posits that the shape of the human female pelvis reflects an evolutionary trade-off between two competing demands, childbirth and bipedal locomotion. In light of new evidence, we concluded that human childbirth may not be limited by bipedalism as posited by the original hypothesis.

**Key words:** sexual dimorphism, optimal walking speed, cost of transport, pregnancy, obstetrical dilemma, transport

## Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíle práce.....	2
3. Pohlavní dimorfismus v morfologii .....	2
3.1. Velikost těla a tělesné proporce .....	3
3.2. Dolní končetina.....	4
3.3. Pánev.....	5
4. Lokomoce.....	7
4.1. Energetické náklady na lokomoci ženy .....	8
4.2. Optimální rychlost .....	8
5. Specifické nároky na lokomoci ženy .....	10
5.1. Těhotenství.....	10
5.2. Transport potomků a nákladu .....	14
5.3. Strategie mobility ve skupinách.....	15
5.4. Porodní dilema.....	16
6. Závěr .....	20
7. Seznam literatury .....	21

## 1. Úvod

Role žen a mužů se v evoluci a reprodukci člověka vždy odlišovala. Již od počátku se budoucí potomek vyvíjí v těle ženy, které je pro těhotenství přizpůsobeno. Ženy jsou vnímány především jako pohlaví pečující po narození o své potomky. Rozdílné úlohy obou pohlaví se odráží mimo jiné v pohlavním dimorfismu, který se projevuje především v chování, fyziologii a morfologii. Pohlavní dimorfismus v morfologii může mít do jisté míry vliv na lidskou lokomoci, jejíž základním způsobem je pro člověka bipední chůze, která byla ve vývoji časných homininů nejvýznamnějším rysem (Watson et al., 2008). Studie sledující ekonomiku lokomoce vzhledem k morfologickým znakům by mohly přinést nové poznatky týkající se efektivity a způsobu ženské lokomoce.

Ženy se vyznačují specifiky v lokomoci, za kterými mohou stát pohlavně dimorfní morfologické znaky, nebo pohlavně specifická zátěž. Lokomoce ženy je spjata s častým nošením nákladu a bylo tomu tak zřejmě po většinu naší evoluční historie. V různých etnikách jsou to právě ženy, které nosí děti a to již jako těhotné. Později transportují děti, které ještě nejsou schopny samostatné chůze a také ženy nosí i jiný náklad (Hurtado et al., 1985; Wall-Scheffler and Myers, 2017). Na ženskou lokomoci má vliv nárůst hmotnosti během těhotenství a jeho nové rozložení (Forczek and Staszkiwicz, 2012). Během transportu potomků či nákladu se musí ženy vypořádat se získanou zátěží, která se odráží v jejich lokomoci (LaFiandra et al., 2003). Studování dopadu pohlavně dimorfních znaků či nošení zátěže na ženskou lokomoci je také důležité pro získání představy, jak probíhala v evoluci mobilita ve skupinách, nebo jak se utvářelo společenské uspořádání v rodu *Homo*. Ženská lokomoční specifika během těhotenství či transportu potomků mohla ovlivňovat rychlost celé skupiny homininů, jakožto společensky žijících primátů, a tento vliv by mohl mít pro homininy ekologické důsledky. Přes specifické lokomoční nároky nemají ženy dle hypotézy porodního dilematu (Washburn, 1960) svou morfologii optimalizovanou na bipední lokomoci, ale konkrétně tvar jejich pánve představuje kompromis mezi efektivní lokomocí a porodem novorozence s velkou hlavou (Washburn, 1960; Rosenberg, 1992). Recentní studie se zaměřily na efektivitu lokomoce ženy a mohly by tak přinést nový pohled na porodní dilema.

## 2. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je seznámit se se specifiky ženské lokomoce a zhodnotit jejich význam v evoluci a ekologii člověka. Shrňeme si nejvýraznější pohlavně dimorfní morfologické znaky a jejich vliv na lokomoci. Obzvláště se z lokomočních parametrů zaměříme na energetické náklady lokomoce a optimální rychlost. Dále se budeme soustředit na specifika lokomoce ženy v těhotenství, během transportu potomků a nákladu a přiblížíme si, jaké přínosy či nevýhody přinesla ženám jejich relativně široká pánev. V poslední části práce se podíváme na hypotézu porodního dilematu ve světle recentních poznatků.

## 3. Pohlavní dimorfismus v morfologii

Všichni primáti se rozmnožují pohlavně, což vedlo v evoluci k rozlišení pohlaví a k vývoji sexuálního dimorfismu například v chování, nebo v anatomii (McPherson, 2013). Sexuální dimorfismus je všudypřítomný úkaz mezi žijícími, ale i již vymřelými primáty (Plavcan, 2001). Mezi jednotlivými druhy primátů se ukazuje znatelná diverzita v pohlavním dimorfismu. V biologii se rozeznávají dva základní typy pohlavního dimorfismu: primární pohlavní znaky a sekundární pohlavní znaky. Primární pohlavní znaky přímo souvisí s rozmnožováním a reprodukcí. V následující části práce se zaměříme především na sekundární pohlavní znaky vyšších primátů, které nejsou přímo spojené s rozmnožováním (Plavcan, 2001).

Na pohlavní dimorfismus můžeme nahlížet z mnoha pohledů. Tím nejobvyklejším je morfologický dimorfismus. Sekundární pohlavní znaky u primátů jsou nejvíce zřejmé ve velikosti těla (Plavcan, 2001). Často je u primátů pozorovatelný pohlavní dimorfismus kostry. Rozdílné velikosti a rozměry jednotlivých kostí se promítají i do jejich tvarů a na nich se nacházejících útvarů. Jedná se například o markantnější robustnost kostry samců (Plavcan, 2001).

Znaky pohlavního dimorfismu se u člověka projevují v morfologii, fyziologii a v chování mezi ženami a muži. Frayer a Wolpoff (1985) vypracovali velmi rozsáhlou studii, která se zabývá sexuálním dimorfismem ve velikosti těla a na kostře v lidské evoluci. Při srovnání s jinými primáty, např. gorilami nebo orangutany, je u lidí pozorovatelná nižší úroveň pohlavního dimorfismu a to v tělesné velikosti a hmotnosti, či ve velikostech zubů a kostí (Frayer and Wolpoff, 1985).



Jak uvádí White a Folkens (2005), lze obecně říci, že u žen je charakteristická menší velikost všech částí těla, než je tomu u mužů. U některých rozměrů jsou hodnoty žen až o 20 % menší, než u mužů, naopak v některých rozměrech jsou rozdíly minimální (White and Folkens, 2005). V této části práce se zaměříme na pohlavní rozdíly v tělesné výšce, hmotnosti těla, délce dolních končetin a tvaru pánve.

### **3.1. Velikost těla a tělesné proporce**

Pravděpodobně nejmarkantnějším pohlavně dimorfním znakem u sexuálně dimorfních druhů je velikost těla (Frayner and Wolpoff, 1985). U většiny druhů vyšších primátů jsou samci větší, než samice (Plavcan, 2001). Nejvýraznější dimorfismus v celkovém objemu těla se vyskytuje například u goril a orangutanů (Schultz, 1949), kdy samci mohou dosahovat až dvojnásobných rozměrů a hmotnosti, než samice (Smith and Jungers, 1997). Naopak nejméně je pohlavní dimorfismus ve velikosti těla rozvinut u gibbonů a šimpanzů (Schultz, 1949). Selektční tlaky u savců působí často silněji na samce, než samice, a proto se u samců vyvinuly tělesné znaky a proporce výrazněji (McPherson, 2013). Vysvětlení, proč mají samci větší velikost těla, než samice, může být dle McPhersona (2013) různá délka růstového období. Různé znaky sexuálního dimorfismu lze u primátů vysvětlit za pomoci vztahů mezi celkovou hmotností svalů, zmíněnou velikostí kostry a orgánů. Například samčí větší velikost těla souvisí s robustnějšími kostmi, nebo výraznějšími výstupky pro silnější svalové úpony v porovnání se samicemi (White and Folkens, 1991).

Míra lidského sexuálního dimorfismu ve velikosti těla je jeden z nejdéle sledovaných znaků. Velikost těla je u člověka nejlépe charakterizována výškou postavy a tělesnou hmotností. V každé známé populaci jsou muži průměrně vyšší než ženy (Gray and Wolfe, 1980; McDowell et al., 2008) a hmotnost mužů je také vyšší než u žen (Rosenbaum et al., 1985; McDowell et al., 2008). Muži mají o 15 % vyšší hmotnost než ženy a tělesná výška je u mužů v průměru o 7 – 10 % větší, ale tato hodnota se mírně liší mezi jednotlivými populacemi (Rosenbaum et al., 1985; Ruff, 2002; Gustafsson and Lindenfors, 2004). V České republice byla průměrná hmotnost žen naměřena v roce 2002 68,4 kg, zatímco mužů 82,1 kg a průměrná výška byla u žen naměřena 164,9 cm a u mužů 177,8 cm (Ústav zdravotnických informací a statistiky České republiky, 2002).

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla se začíná u lidí objevovat už během postnatálního vývoje, kdy jsou novorozenci mužského pohlaví po porodu delší průměrně

o 1 % než novorozenci ženského pohlaví (Rodríguez et al., 2005). Během dětství zůstává sexuální dimorfismus relativně málo znatelný, až do období puberty. Během puberty se obě pohlaví začínají odlišovat, děvčata prochází pubertou dříve než chlapci a tak se i jejich růst zastaví v nižším věku (Bogin, 1999). Během dospělosti jsou mezi oběma pohlavími pozorovatelné signifikantní rozdíly nejen ve velikosti těla, ale také ve tvaru (Wells et al., 2007).

Pohlavní rozdíly ve tvaru těla jsou nejvíce znatelné během rané dospělosti, kdy ženské tělo svým tvarem obvykle připomíná tvar přesýpacích hodin a mužské tělo tvar převráceného trojúhelníku s širokými rameny a úzkým pasem (Wells et al., 2007). Obvod pasu žen je primárně ovlivněn rozdílným rozložením ukládaného tuku v oblasti břicha a stehů, zatímco šířka ramen u mužů je více spojena s tělesnou konstitucí, čistou tělesnou hmotností (hmotnost po odečtení tělesného tuku) a přibíráním svalové hmoty (Wells et al., 2007). Těhotenství může pohlavní dimorfismus v rozložení tuku zvýraznit, jelikož se během těhotenství zvyšuje množství tuku v těle a stejně tak po porodu zaznamenáváme zvýšené množství tuku v oblasti břicha (Wells et al., 2007). S přibývajícím věkem pohlavní rozdíly mizí především v důsledku změn v ženských tvarech těla, tvary mužského těla jsou relativně stabilní po většinu života (Wells et al., 2007).

### **3.2. Dolní končetina**

Pohlavně dimorfní morfologické znaky se vyskytují také v délce dolních končetin. Průměrná délka dolních končetin žen je kratší než u mužů (McDowell et al., 2008; Fryar et al., 2016), s rozdílem několika centimetrů v celkové délce (Steudel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009). Konkrétně délka stehenní kosti bývá u žen v průměru kratší o 4-5 cm (Correia et al., 2005), tyto výsledky souhlasí s tvrzením Fryar a kolektivu (2016) i McDowella a kolektivu (2008). Průměrná délka stehenní kosti dospělé populace USA byla mezi lety 2003-2006 naměřena 37,1 cm u žen a 41,2 cm u mužů (Fryar et al., 2016).

Další rozdíly na dolní končetině se objevují v rozložení hutné kostní tkáně dlouhých kostí. Některé dlouhé kosti dolní končetiny, konkrétně stehenní a holenní kosti, mužů jsou adaptované na relativně větší anteroposteriorní zátěž v ohybu, zatímco ženské kosti dolních končetin jsou adaptované na větší mediolaterální ohybové zatížení (Ruff, 1987). Příčina je u mužů pravděpodobně jejich větší mobilita a častější běh, zatímco u žen je to výsledek širší pánve a větší interacetabulární vzdálenosti (Ruff, 1987).

Rozdíly v délce dolních končetin mohou mít vliv na energetickou efektivitu jedinců, nicméně záleží na subsistenci populace. Steudel-Numbers a Tilkens (2004) se domnívají, že delší dolní končetiny zajistí větší úsporu energie a to z důvodu, že díky delším dolním končetinám jsou jedinci schopni na určité vzdálenosti vykonat méně kroků a tím se sníží lokomoční náklady. V další části práce si ukážeme, zdali délka dolních končetin hraje v energetické náročnosti ženského pohlaví výraznou roli.

### 3.3. Pánev

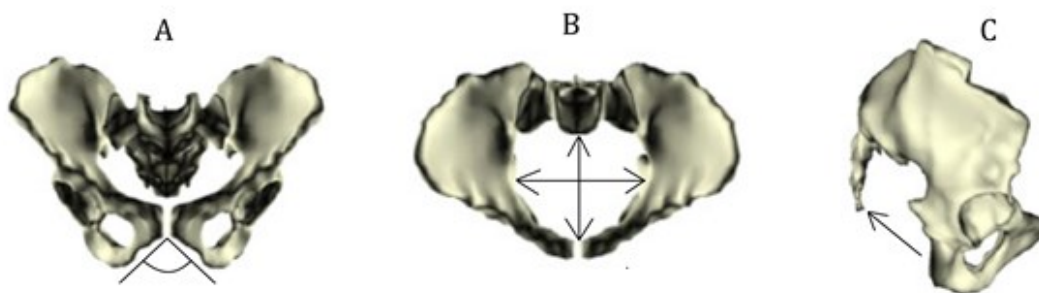
U mnoha druhů savců se vyskytuje pohlavní dimorfismus ve tvarech a velikostech pánve. Samice mívají větší rozměry pánevního kanálu, než mají samci (Kurki, 2011). Je tomu tak i u primátů, vzhledem k velikosti těla mají samice rozměrnější pánev, než samci (Schultz, 1949).

Schultz (1949) měřil rozměry pánevního vchodu samic i samců u chápanů, kahau, makaků, gibbonů, orangutanů, šimpanzů a goril. Dle jeho výsledků měly u všech zmíněných primátů samice širší pánevní vchod než samci, s výjimkou goril (Schultz, 1949). U goril byl zaznamenán větší pánevní vchod u samců, a to Schultz (1949) odůvodňuje extrémně výraznými rozdíly v celkové velikosti těla.

Rozdíly v ženské a mužské pánvi jsou pozorovatelné ve tvaru i velikosti pánve. Lidská pánev, jakožto komplexní struktura, představuje adaptaci na účinnou lokomoci (Ruff, 1991), potřebnou reprodukci, tedy porod (Fischer and Mitteroecker, 2015) a podporu břišních orgánů (Brown et al., 2013). V souvislosti s reprodukcí má ženská pánev, v porovnání s mužskou, poněkud odlišnou stavbu.

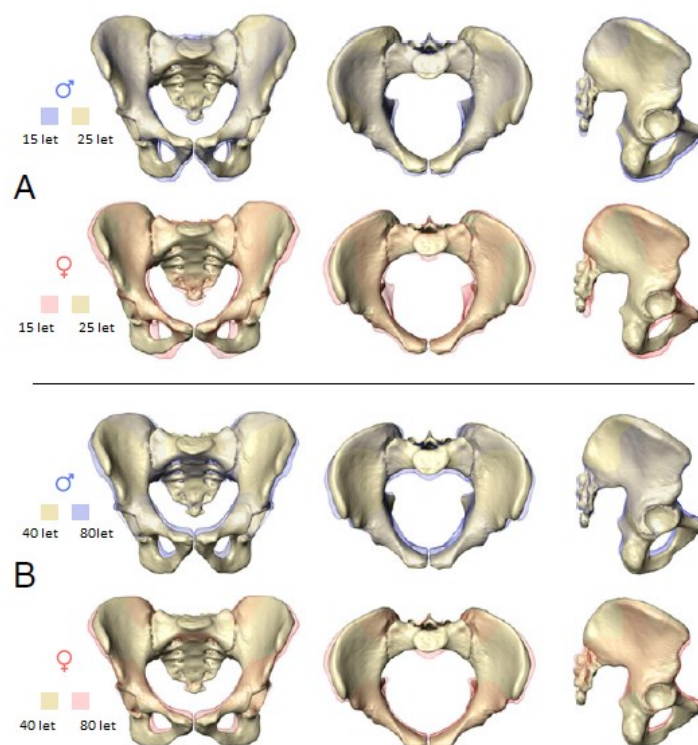
Lidská pánev je anatomicky tvořena dvěma částmi, velkou pánví a pro nás významnější malou pánví, která je také označována jako porodnická (Čihák, 2011). Rozměry pánve v oblasti porodního kanálu, konkrétně mediolaterální i anteroposteriorní průměr, jsou u žen absolutně větší než u mužů (Correia et al., 2005; Fischer and Mitteroecker, 2015). Ženy mají oproti mužům také signifikantně větší rozměr bitrochanterické šíře relativně ke své hmotnosti (Wall-Scheffler and Myers, 2017).

Pohlavní dimorfismus na lidské pánvi můžeme popsat pomocí obrázku 1. Subpubický úhel (Obr. 1A) je větší u žen a ženské acetabulum je naopak menší než mužské. Pánevní rozměry mediolaterální a anteroposteriorní, které představují šípky (Obr. 1B), jsou u žen širší a *sacrum* u žen promínuje více dorsálně (Obr. 1C), čímž se porodní kanál stává prostornější.



**Obrázek 1.** Tvar ženské pánve z anteriorního pohledu (A), superiorního pohledu (B) a pohledu laterálního (C). Převzato a upraveno podle Fischer and Mitteroeckera (2015).

Dle výsledků z recentní studie Huseynova a kolektivu (2016) není míra pohlavního dimorfismu pánve pozorovatelná konstantně po celý život jedince. Do období puberty se projevuje pouze zmírněný sexuální dimorfismus pánve, kdy obě pohlaví vykazují podobný vývoj pánevní oblasti. Pohlavní dimorfismus v prepubertálním období v rozměrech pánevního vchodu je minimální, mírné rozdíly se vyskytují ve velikosti mediolaterálního rozměru, nebo subpubického úhlu (Huseynov et al., 2016). S nástupem puberty se ženská pánev začne značně odklánět od společné vývojové trajektorie. Vývoj pánve žen ve věkovém rozmezí 15-25 let je charakteristický rozšířením porodního kanálu, zvětšením subpubického úhlu a vzájemným přibližováním lopat kostí kyčelních (Huseynov et al., 2016). Komplexní změna ve vývoji pánve vrcholí značným rozšířením oblastí spojených s porodem, a tím dosažením morfologie pro porod. Tak se může dít postupně až do věku 25-30 let, tedy do období nejvyšší plodnosti ženy (Huseynov et al., 2016). Od 40 let věku se ženská pánev začíná připodobňovat k mužským rozměrům a tvarům pánve a pohlavní dimorfismus se začíná ztrácet. Zmenšuje se anteroposteriorní rozměr spolu se subpubickým úhlem, lopaty kostí kyčelních se vzdalují a přibližují se sedací trny (Huseynov et al., 2016). Vývojové změny během života obou pohlaví vystihuje obrázek 2.



**Obrázek 2.** Anteriorní, superiorní a laterální pohled znázorňující vývojové změny v lidské pánvi u žen a mužů. A) Změny tvaru pánve ve věku od 15 (transparentní struktury) do 25 let (neprůhledné struktury). B) Změny tvaru pánve ve věku od 40 let (neprůhledné struktury) do 80 let (transparentní struktury). Převzato a upraveno podle Huseynova a kolektivu (2016).

## 4. Lokomoce

Tato kapitola se zaměří na lokomoci především z pohledu energetických nákladů potřebných na chůzi, detailněji rozebere odlišnosti lokomoce mužů a žen.

Pohlavní dimorfismus, projevující se v morfologii, má velký vliv na dimorfismu v lidské lokomoci a vytváří rozdíly v energetice, rychlosti nebo způsobu chůze. Ženy projevují signifikantně větší pohyb kyčlí a pánve během chůze i během běhu, přesněji větší vnitřní rotaci v kyčelním kloubu a addukci. To je doprovázené, oproti mužům, zvýšenou aktivitou svalů kyčelního kloubu, konkrétně se jedná o velký sval hýžd'ový při chůzi i běhu a střední sval hýžd'ový s pozorovanou vyšší aktivitou při běhu (Chumanov et al., 2008). Ženy mají z důvodu kratších dolních končetin vyšší frekvenci kroků oproti mužům a délka kroků žen je kratší (Grieve and Gear, 1966; Jungers, 1982). Závěrečné shrnutí rozdílů v lokomoci mezi ženami a muži je uvedeno v tabulce 1.

#### **4.1. Energetické náklady na lokomoci ženy**

Nyní se zaměříme na poznatky týkající se vztahu mezi lokomocí a energetikou. V posledních letech můžeme pozorovat vysoký zájem o poznání, jakou roli sehrála energetika v evoluci člověka. Energetikou myslíme procesy, při kterých se získaná energie z vnějšího prostředí přeměňuje a následně využije pro metabolické účely (Ellison, 2008). Lokomoční náklady vyjadřují vydanou energii na určitou vzdálenost, kterou jedinec urazí.

Pro ženy, v porovnání s muži, byly naměřeny o 20 % nižší lokomoční náklady na chůzi (Wall-Scheffler, 2012). Při běhu mají ženy oproti mužům lokomoční náklady nižší o 16 % (Steudel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009). Tyto výsledky korelují i s naměřenou velikostí těla obou pohlaví, tedy že celkově větší jedinci mají vyšší lokomoční náklady než jedinci s menší velikostí těla (Steudel-Numbers and Tilkens, 2004; Steudel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009; Wall-Scheffler, 2012).

Ženy mají relativně širší bitrochanterické rozměry, než muži (Wall-Scheffler, 2012). Dle tvrzení Wall-Scheffler (2012) mají měření jedinci s většími relativními rozměry bitrochanterické šíře nižší metabolické náklady při chůzi.

#### **4.2. Optimální rychlost**

Dimorfismus se projevuje v optimálních rychlostech mužů a žen (Kramer, 2004). Optimální rychlost chůze je taková rychlost, při které jsou metabolické výdaje na překonání určité vzdálenosti nejnižší (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Vztah mezi rychlostí chůze a metabolickými výdaji při chůzi na danou vzdálenost popisuje křivka ve tvaru písmene U, s minimálními lokomočními náklady při preferované rychlosti chůze. Křivka je zobrazena v grafu 1. Na optimální rychlost chůze mají vliv faktory, jako jsou morfologie jedince, chůze různorodým terénem, teplota nebo vlhkost prostředí, hmotnost neseného nákladu. U jedinců s nižší hmotností a kratšími dolními končetinami, což jsou obecně ženy (Ruff, 2002; Gustafsson and Lindenfors, 2004; McDowell et al., 2008; Fryar et al., 2016), byla naměřena nižší optimální rychlost chůze (Wall-Scheffler, 2012). Ženy mají oproti mužům snížené zakřivení U křivky, což jim umožnila širší pánve a disponují tedy větším rozmezím a větší flexibilitou v optimální rychlosti chůze, a to pro ženy znamená menší energetickou zátěž, pokud se pohybují mimo své optimum (Wall-Scheffler, 2012). Přestože je rychlostní optimum lokomoce specifické, i tak umožňuje určitou změnu rychlosti bez značných energetických výdajů oproti mužům, kteří musí

nést při vychýlení ze své optimální rychlosti vyšší energetickou zátěž (Wall-Scheffler, 2012). Širší ženská pánev nabízí flexibilitu v rychlosti lokomoce zmírněním zakřivení křivky optimální rychlosti chůze a rozšířením oblasti, ve které jsou lokomoční náklady minimální (Wall-Scheffler and Myers, 2013).

Optimální rychlost běhu se pro obě pohlaví také liší, pro ženy je optimální rychlost běhu pomalejší než pro muže (Steudel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009). Ve studii Steudel-Numbers a Wall-Scheffler (2009) byly naměřeny průměrné hodnoty  $2,9 \text{ ms}^{-1}$  pro ženy a  $3,7 \text{ ms}^{-1}$  pro muže. Autorky tento rozdíl zdůvodňují rozdílnými velikostmi a proporcemi těla, stejně jako je uvedeno v přechozí kapitole o pohlavním dimorfismu. Měřené ženy měly menší výšku postavy, menší hmotnost a kratší délku dolních končetin a autorky uvádí, že optimální rychlost běhu signifikantně koreluje s hmotností těla (Steudel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009).

V případě, že je jedinec vystaven nějaké zátěži nebo pohybu v náročnějších podmínkách, posouvá své rychlostní optimum, které se snižuje (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Za náročné podmínky se pokládá zpravidla vysoká teplota prostředí, nebo nošení nákladu, což u žen představovaly děti, či samotné těhotenství a v takové situaci se začne jedinec pohybovat pomaleji, než je jeho optimální rychlost chůze (Wall-Scheffler and Myers, 2013).

**Tabulka 1.** Přehled lokomočních parametrů, ve kterých se ženy odlišují od mužů a shrnutí morfologických znaků, které za těmito odlišnostmi stojí.

Lokomoční parametry	Odlišnosti žen od mužů	Morfologické znaky	Klíčové zdroje
délka kroku	kratší	délka dolních končetin	Wall-Scheffler and Myers, 2013; Grieve and Gear, 1966; Jungers, 1982
		bitrochanterická šíře	Wall-Scheffler and Myers, 2013
frekvence kroku	vyšší	délka dolních končetin	Wall-Scheffler and Myers, 2013; Grieve and Gear, 1966; Jungers, 1982
		bitrochanterická šíře	Wall-Scheffler and Myers, 2013

optimální rychlost	nižší	hmotnost těla	Gustafsson and Lindenfors, 2004; Wall-Scheffler, 2012; Ruff, 2002
		délka dolních končetin	Wall-Scheffler, 2012
	flexibilnější	šířka pánve	Wall-Scheffler and Myers, 2013; Wall-Scheffler, 2012
energetické náklady	nižší	velikost a hmotnost těla	Wall-Scheffler, 201; Wall-Scheffler and Myers, 2013; Steudel-Numbers and Tilkens, 2004; Steudel-Numbers and Wall-Scheffler, 2009
		délka dolních končetin	Wall-Scheffler, 2012
		šířka pánve	Wall-Scheffler and Myers, 2013; Wall-Scheffler, 2012

## 5. Specifické nároky na lokomoci ženy

Na lokomoci ženy jsou během života kladeny specifické zvýšené nároky. Ženy se častěji pohybují v morfologicky heterogenní skupině (Wall-Scheffler and Myers, 2013), kterou představují těhotné ženy, různě staré děti, nebo staří jedinci, což způsobuje, že se často pohybují mimo své rychlostní optimum (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Ke změnám v rychlostním optimu dochází i během těhotenství (Wall-Scheffler and Myers, 2009), z důvodu nárůstu hmotnosti a díky změnám v rozložení tíhy (Forczek and Staszkiwicz, 2012). Ženy častěji transportují potomky i jiný náklad, a i přes tyto nároky mají podle hypotézy porodního dilematu k lokomoci hůře přizpůsobenou pánev než muži (Washburn, 1960).

### 5.1. Těhotenství

V těhotenství dochází u žen k mnohým anatomickým změnám. Tyto změny zahrnují hmotnostní nárůst a rozložení nově získané hmotnosti, což způsobuje změny v držení těla a v pohybovém aparátu (Forczek and Staszkiwicz, 2012). Těhotné ženy se odlišují od netěhotných držním těla a způsobem chůze. Přirozená chůze těhotných žen je v porovnání se stavu před a po těhotenství charakteristická pomalejší rychlostí lokomoce,

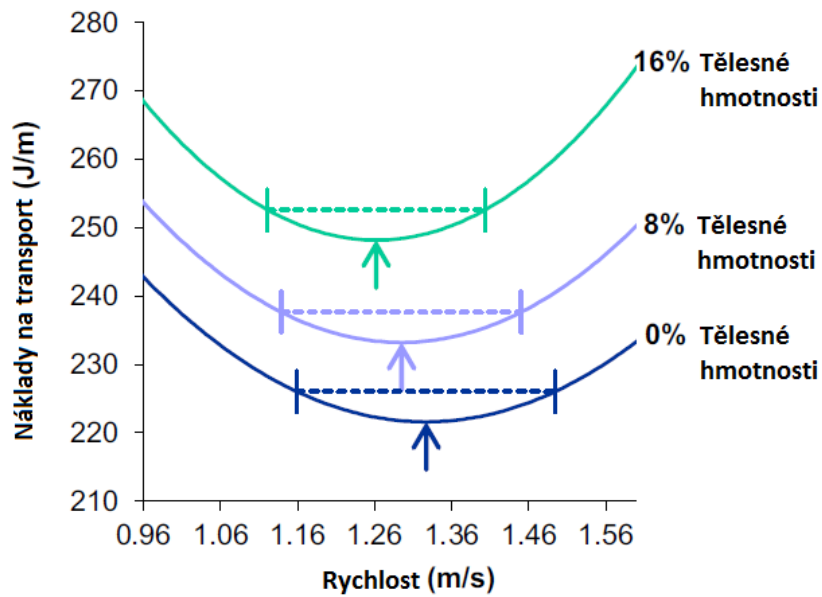


sníženou frekvencí kroků, zároveň zkrácením délky kroku (Forczek and Staszkiwicz, 2012; Wall-Scheffler and Myers, 2013) a širší opornou bází (Forczek and Staszkiwicz, 2012). Studie Forczek a Staszkiwicz (2012) také odhalila, že jsou rozsahy pohybů v kloubech dolní končetiny během přirozené rychlosti lokomoce mezi těhotnými a netěhotnými ženami podobné a neliší se.

Velké rozdíly jsou zaznamenány v délce kroků mezi těhotnými a netěhotnými ženami (Wall-Scheffler and Myers, 2013), což způsobují pravděpodobně odlišnosti v pohybech pánve při chůzi v těhotenství a mimo těhotenství. Tyto rozdíly jsou způsobeny novým rozložením navýšené hmotnosti těla, které limituje pánevní pohyby v transversální rovině těla (Forczek and Staszkiwicz, 2012).

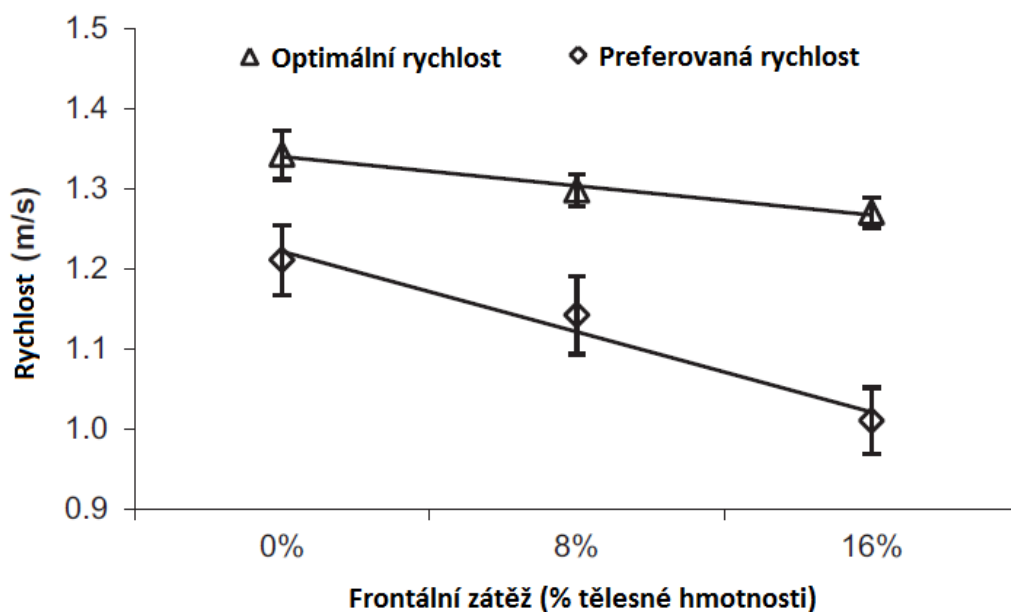
Forczek a Staszkiwicz (2012) se snažili přijít na změny v oporné bázi během těhotenství. Oporná báze je zde chápána jako horizontální šířka kroku během fáze dvojí opory, kdy jsou obě chodidla v kontaktu s podložkou. V těhotenství byla naměřena hodnota oporné fáze větší o 10 % (Forczek and Staszkiwicz, 2012). Oporná báze má velký vliv na lokomoční stabilitu a odůvodnění pro širší hodnoty, naměřené během těhotenství, je dle autorů Forczek a Staszkiwicz (2012) cíl zajistit co nejvyšší bezpečnost a prevenci úrazu jak matce, tak jejímu plodu. Tato signifikantní změna v šířce kroku, tedy v šířce oporné báze, vede ke zvýšení lokomočních nákladů (Donelan et al., 2001).

Energetickými náklady během lokomoce v těhotenství se zabývaly Wall-Scheffler a Myers (2013). V jejich studii, kterou vystihuje graf 1, vytvořily ženám zátěž simulující druhou polovinu třetího trimestru těhotenství, která odpovídala 8 % hmotnosti těla a zátěž simulující zavěšené novorozeně, která odpovídala 16 % matčiny tělesné hmotnosti.



**Graf 1.** Průměrné náklady na transport v závislosti na rychlosti chůze. Převzato a upraveno podle Wall-Scheffler a Myers (2013).

Dle naměřených údajů, vyobrazených v grafu 1, můžeme dojít ke zjištění, že zakřivení U křivky se zvýšilo v přímé závislosti na míře zátěže. Toto signifikantní zakřivení způsobilo změny v rozpětí rychlostního optima. Ženy s reprodukční zátěží mají optimální rozpětí mnohem menší, než ženy bez reprodukční zátěže. Zúžením zmíněného rozpětí ztrácejí ženy míru flexibility v rychlosti chůze. Ženy s 16% zatížením mají, oproti ženám s 0% zátěží, nárůst v nákladech na transport o 12 %. Spolu se zvyšujícím se zatížením se také snižuje optimální rychlost, ve které se ženy pohybují, což lze sledovat v grafu 2.



**Graf 2.** Volby rychlosti chůze v závislosti na zátěži. Převzato a upraveno podle Wall-Scheffler a Myers (2013).

Z grafu 2 vyplývá, že průměrné hodnoty optimální rychlosti chůze a preferované rychlosti chůze klesají, jestliže frontální zátěž narůstá. 17% pokles preferované rychlosti se podobá 16% navýšení zátěže. Autorky této studie, Wall-Scheffler a Myers (2013), se také shodly s Alexanderem (2002), jehož předpoklady uvádějí, že preferovaná rychlost žen bez reprodukční zátěže se přibližovala jejich optimální rychlosti chůze. Avšak při zvyšující se frontální zátěži se hodnota mezi preferovanou a optimální rychlostí chůze značně zvětšila.

Experiment Wall-Scheffler a Myers (2013) prokázal, že se těhotné nebo kojící matky, které stále nosily své děti, vypořádávaly s vyššími lokomočními náklady během tohoto období (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Dle Wall-Scheffler a Myers (2009) je preferovaná i optimální rychlost těhotných žen nižší než žen netěhotných. Z toho vyplývá, že pro těhotné ženy narůstají náklady na lokomoci v případě, že by se pohybovaly ve svém běžném optimu a zároveň je pro ně velice energeticky nákladné udržet rychlost chůze s ostatními jedinci (Wall-Scheffler and Myers, 2013).

## 5.2. Transport potomků a nákladu

Pro primáty je charakteristické, že se starají o své potomky po dobu jejich nesamostatnosti, což zahrnuje i jejich transport během prvních let jejich života. Přestože se o potomky mohou starat obě pohlaví, transport potomků je především úlohou samice (McPherson, 2013). Například u šimpanzů samice kojí a nosí své potomky po dobu průměrně čtyř let. Samice se může starat o dva i více potomků zároveň, ale běžně je matkou nošeno právě jedno mládě (Fedigan, 1986). Ne jinak je tomu i u lidí, nošení dětí na těle matky bylo běžnou strategií pohybu s potomkem během středního pleistocénu a pravděpodobně i v celém vývoji rodu *Homo* (Rosenberg et al., 2004) a v lidské společnosti tedy představoval transport potomků výhradně úlohu matky (Wall-Scheffler and Myers, 2017). Další úlohou žen ve většině lidských společnostech bylo také nošení nákladu o větší hmotnosti, než jakou nosili muži (Hurtado et al., 1985). Náklad obvykle představovaly nádoby na vodu a potravu, nebo předměty nezbytné pro přesouvání celé skupiny za potravou (Hurtado et al., 1985). Nošení nákladu a reprodukce, především transport potomků zvyšuje lokomoční náklady ženy (Wall-Scheffler et al., 2007; Watson et al., 2008; Wall-Scheffler and Myers, 2013). Ženy homininů tak byly nuceny vyřešit propojení strategie reprodukční úspěšnosti a vysoké energetické náklady spojené s transportem potomka a nákladu.

Při transportu nákladu, který odpovídal 30 % celkové hmotnosti jedince, se lokomoční náklady zvýšily o 47 %, při porovnání se stavem bez nákladu (Griffin et al., 2003). LaFiandra a kolektiv (2003) vytvořili ve své studii zátěž, která odpovídala 40 % hmotnosti těla testovaných jedinců a která byla umístěna na zádech. Výsledky ukazují, že náklad, se kterým se jedinci pohybovali, způsobil u obou pohlaví omezení transversálních rotačních pohybů v pánvi, což mělo dopad na délku kroků a jejich frekvenci (LaFiandra et al., 2003). Délka kroků se zkrátila a frekvence kroků se zvýšila (LaFiandra et al., 2003). Ke stejnému vlivu na délku a frekvenci kroku došla i Wall-Scheffler a kolektiv (2007). Transport nákladu má také dopad na rychlost lokomoce, která se snižuje (Hurtado et al., 1985). Zmíněná studie nezahrnovala žádné pozorování s frontální zátěží. Tomu se věnovala Wall-Scheffler a kolektiv (2007) v rámci porovnávání dvou způsobů nošení nákladu. První způsob zátěže představoval nošení dětí v náručí a druhá zátěž byla připevněna na zádech. Zátěž simulovala průměrné proporce 6 měsíčního dítěte, vážícího 7,7 kg a měřícího 66 cm, celkově tento model odpovídal 9,7 – 12,5 % hmotnosti

testovaných žen. Délka kroků je u žen nosících model dítěte frontálně ještě kratší, než u žen nosících model dítěte na zádech a energetické náklady jsou v prvním případě o 16 % vyšší (Wall-Scheffler et al., 2007).

Šířka pánve přináší výhody i pro lokomoci se zátěží. Ženská širší pánev má prokázaný vliv na snížení lokomočních nákladů při nošení dítěte v náručí až o 12 %, zajišťuje větší stabilitu a více prostoru pro balanční podporu novorozence a tím menší použití síly v horní polovině těla během podpory dítěte, která probíhá dle autorek za použití obou horních končetin (Wall-Scheffler et al., 2007). Šířka ženské pánve, konkrétně bitrochanterická šíře, má pozitivní vliv na délku kroku a ta na snížení energetických nákladů (Wall-Scheffler et al., 2007). Dle nejnovější studie Wall-Scheffler a Myers (2017) je pro dobře uzpůsobenou schopnost žen nosit náklad ekonomicky, důležitá mediolaterální šířka pánve. Rozdíl v celkové velikosti těla a délce dolních končetin dohánějí ženy dle autorek šířkou své pánve, která jim umožňuje dělat kroky delší vzhledem k velikosti jejich těla a mediolaterální rozměr pánve se pro ženy stává klíčovým (Wall-Scheffler and Myers, 2017).

Pohlavní dimorfismus, projevující se v morfologii, má velký vliv na dimorfismu v lidské lokomoci. Ten se projevuje v rozdílné optimálních rychlosti mužů a žen (Kramer, 2004), která je pro ženy nižší než pro muže (Wall-Scheffler and Steudel-Numbers, 2011; Wall-Scheffler, 2012). Ženy disponují větším rozmezím optimální rychlosti chůze než muži a pro těhotné ženy se hodnoty optimální rychlosti ještě více snižují, v porovnání s ženami mimo těhotenství (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Během těhotenství se ženy odlišují od ostatních žen pomalejší chůzí, sníženou frekvencí kroků a jejich zmenšením a širší opornou bází (Forczek and Staszkiwicz, 2012). Obdobně je tomu i při nošení nákladu, kdy se lokomoční náklady a frekvence kroků zvyšují (Wall-Scheffler et al., 2007), délka kroku se zkracuje (LaFiandra et al., 2003). Širší pánev zmenšuje množství energie, které je nezbytné vynaložit na chůzi během transportu nákladu, vliv na snížení lokomočních nákladů má konkrétně bitrochanterická šíře (Wall-Scheffler et al., 2007).

### **5.3.Strategie mobility ve skupinách**

Šířka pánve se z hlediska evoluce drží v rodu *Homo* také díky výhodám, které přinášela i ze socializačního aspektu. Kvůli rozdílům v mužské a ženské chůzi, ale i rozdílům v chůzi žen v různých reprodukčních fázích, byla mobilita skupiny omezena rozdílnou mobilitou několika jedinců, přičemž ne každý jedinec dokázal přizpůsobit své

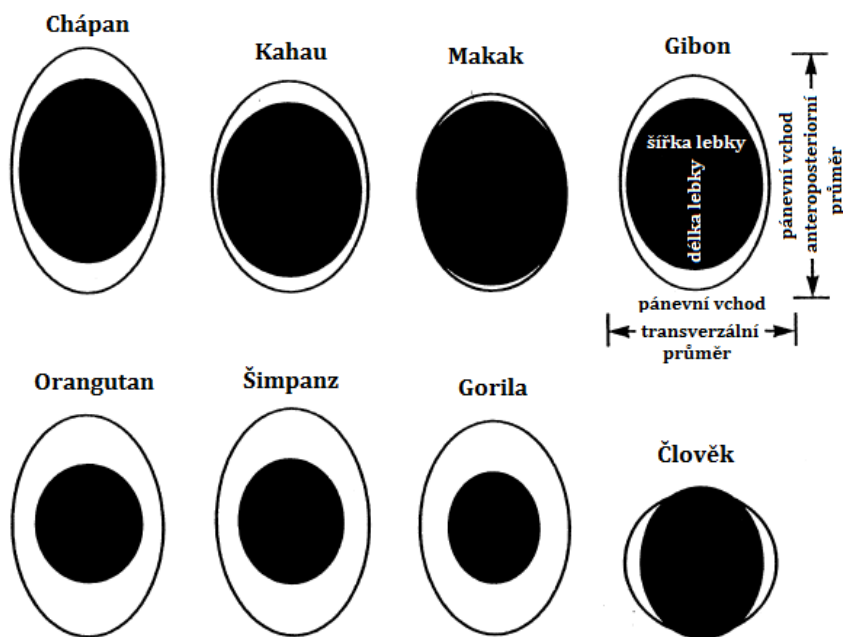
rychlostní optimum (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Většina žen se nepřesouvala jednotlivě, ale ve větších skupinách sestávajících primárně pouze z žen, nebo z žen s dětmi (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Dle zvyšujícího se zakřivení křivky v grafu 1 ze studie Wall-Scheffler a Myers (2013), bylo pro těhotné ženy, respektive pro ženy se zátěží simulující reprodukční zátěž, výrazně větší energetickou ztrátou, pokud vyšly ze svého rychlostního optima. Zatímco ženy bez zátěže mohly zvolit rychlejší či pomalejší chůzi bez výraznější energetické ztráty (Wall-Scheffler and Myers, 2013). Ženské rychlostí optimum bylo tedy natolik flexibilní, že umožnilo přesun celé skupiny žen bez energetických ztrát při zpomalení a přizpůsobení rychlosti těhotným. Naproti tomu muži, kteří by přizpůsobili chůzi skupině žen, by již při zpomalení vyšli ze své optimální rychlosti a museli by se vyrovnávat s energetickou ztrátou (Wall-Scheffler, 2012). Přizpůsobování rychlostí žen v těhotenství, nebo při nošení potomků byl jeden z důvodů vedoucím k sociálnímu uspořádání skupin v rámci evoluce člověka (Washburn, 1960).

#### **5.4. Porodní dilema**

Protichůdné selekční tlaky přirozené selekce jsou v biologii zcela běžné. Lidská pánev je antropology označována jako kompromis mezi porodem a bipední lokomocí. V této kapitole se budeme věnovat evoluční problematice tohoto kompromisu a uvedeme, jaké hypotézy nám tuto problematiku vysvětlují a jak v evoluci působila selekce.

Lidský porod je komplikovaný, často zdlouhavý a stále častěji nebezpečný (Roy, 2003). Roy (2003) tvrdí, že pokud by v dnešní době nebyla možnost vykonávat císařské řezy, zvýšila by se frekvence úmrtí matek či jejich potomků během porodů. Barber a kolektiv (2011) uvádí, že pouze mezi lety 2003 a 2006 narostl počet císařských řezů z celkového počtu živě narozených dětí z 26 % na 36,5 %. Antropologové se stále snaží přijít na odpověď, které faktory mají na komplikovaný lidský porod vliv. Snaží se při vysvětlení relativní neefektivnosti lidského porodu poukázat na fakt, že v porovnání s ostatními primáty, je lidský porod limitován bipedií a vzpřímeným postojem (Roy, 2003). Nicméně lidé nejsou jediným druhem, který by se potýkal s komplikacemi během porodu. Těsný průchod hlavy novorozence mateřskou pávní je očividný u lidí, gibbonů a u některých opic, jako je například chápan, makak či kahau. Naproti tomu orangutani, šimpanzi a gorily mají prostornější porodní kanál pro relativně malé novorozence (Schultz, 1949). Jak můžeme vidět na obrázku 3, u opic a gibbonů jsou rozměry hlavy novorozenců pouze nepatrně menší než rozměry mateřské pánve. Nejvíce s člověkem

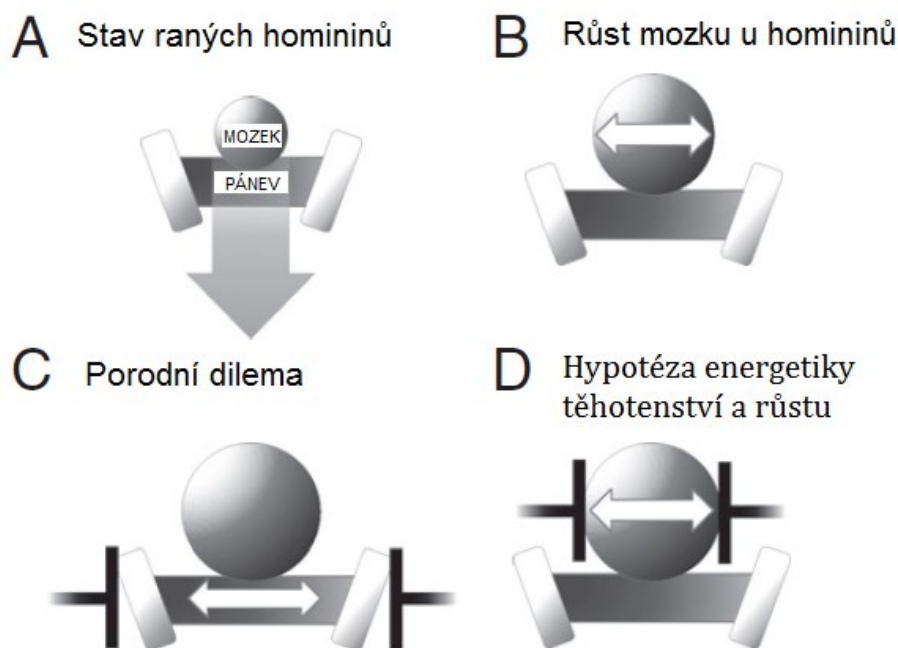
sdílí komplikovaný porod makaci a giboni. U velkých primátů je pánevní vchod znatelně prostornější. U lidí je hlava novorozence delší, než anteroposteriorní rozměr pánevního vchodu, proto také novorozenec do pánevního vchodu vstupuje napříč a následně rotuje tak, že jeho největší rozměry hlavy kopírují největší rozměr pánevního kanálu (Correia et al., 2005). Naopak u velkých primátů je pánevní vchod rozměrnější, než velikost hlavy novorozence (Rosenberg and Trevathan, 2002).



**Obrázek 3.** Vztah mezi pánevním vchodem matky (elipsa s bílou výplní) a velikostí hlavy novorozence (elipsa s černou výplní) u vybraných druhů primátů. Převzato a upraveno podle Rosenberg a Trevathan (2002).

Přesné mechanismy, které tvarují ženskou a mužskou pánev nejsou zatím přesně známy, ale klíčová hypotéza v tomto kontextu je *Washburn's obstetrical dilemma*, neboli porodní dilema (Rosenberg, 1992; Huseynov et al., 2016; Wells, 2017), kterou formuloval prvně v roce 1960 S. L. Washburn. Dle prvotní formulace představuje hypotéza porodního dilema konflikt mezi evolucí bipední lokomoce (selekce na úzkou pánev) a porodem novorozenců s velkými rozměry hlavy (selekce na efektivní porod a širokou pánev) (Washburn, 1960). Dilema je podle autora vyřešeno porodem v mnohem méně vyvinuté fázi vývoje plodu, než je tomu u jiných primátů včetně ostatních hominoidů. Toto řešení bylo možné jen díky bipední matce, která již měla volné ruce a byla schopna nést novorozeně, které ještě nebylo schopno podpory vlastního těla (Washburn, 1960).

Autorka Dunsworth et al. (2012) shrnula hypotézu porodního dilema jako protichůdné selekční tlaky, kterým museli čelit pleistocenní homininé; tlak na lokomoční požadavky a encefalizaci mozku. Tyto vzájemně neslučitelné nároky způsobily, že velikost mozku novorozeněte byla omezená ženskou pánví, která byla přizpůsobena bipední lokomoci (Dunsworth et al., 2012). V posledních letech bylo porodní dilema znovu zkoumáno z mnoha pohledů, pozornost se upínala k novým hypotézám. Ellison (2008) a Dunsworth a kolektiv (2012) představili novou hypotézu energetiky těhotenství a růstu, viz obrázek 4, která pojednává o porodním dilematu z nového pohledu. Hypotéza energetiky těhotenství a růstu vysvětluje načasování porodu jako důsledek metabolického omezení matky, spíše než prostorového omezení pánevního kanálu (Dunsworth et al., 2012).



**Obrázek 4.** Schéma hypotézy porodního dilematu a hypotézy energetiky těhotenství a růstu. Převzato a upraveno podle Dunsworth a kolektivu (2012).

Stejně jako žijící lidoopi, neměli ranní homininé během porodu velké komplikace. Velikost mozku a hlavy novorozence byla vzhledem k rozměrům pánve malá (Obr. 4A). S růstem mozku novorozence se začaly prostory pánve s hlavou novorozence přibližovat (Obr. 4B). Hypotéza porodního dilematu předpokládá, že další růst mozku novorozence je omezen selekcí na úspornou lokomoci, která neumožňuje další rozšíření ženské pánve



(Obr. 4C). Dle hypotézy energetiky těhotenství a růstu je další zvětšování mozku novorozence omezeno limitem mateřské zásoby energie. Větší velikost mozku a těla plodu by převýšila energetickou kapacitu matky, která by již nebyla schopna poskytnout energii pro plod (Obr. 4D). Dunsworth (2012) také v rámci hypotézy energetiky těhotenství a růstu předpokládá, že došlo k adaptaci ženské pánve na velikost mozku a hlavy novorozence, nikoliv naopak. Pokud musí lidský reprodukční systém řešit dilema mezi protichůdnými potřebami, dle Dunsworth (2012) se jedná spíše o dilema mezi energetickými potřebami plodu a energetickou podporou matky, nežli o dilema mezi encefalizací mozku a bipedií. Pokud je ale pánev adaptována na velikost mozku, proč je pánevní kanál stále tak problematicky úzký pro průchod plodu? Tuto otázku si Dunsworth (2012) vysvětluje několika možnými příčinami. První možné vysvětlení je, že selekce působí proti velikosti ženského těla. Pokud by se zvětšovala pánev přímou úměrou s encefalizací mozku, neslo by to s sebou také celkové zvětšování tělesných rozměrů, které není v souladu se selekcí. Toto vysvětlení se shoduje s tvrzením Gaulina a Sailera (1985), podle kterého je velikost ženského těla omezena ekologickými faktory. Ženy se snaží zvýšit svůj reprodukční úspěch investicí do svých potomků, která je energeticky velmi náročná a vyžaduje vysoký přísun potravních zdrojů. Konkrétně se autoři zmiňují o výživových faktorech, které udávají limity velikosti těla, která je dle Gaulina a Sailera (1985) výsledkem stravovacích adaptací a návyků a přístupu k potravním zdrojům. Dalším vysvětlením dle Dunsworth (2012) je, že další rozšiřování pánve by mohlo způsobit snížení lokomočního výkonu, konkrétně rychlosti či stability. Třetím vysvětlením pro současnou úroveň nebezpečí a komplikací při porodu, jakožto relativně nově vyskytnutý fenomén, vedoucí ke zvyšujícímu se počtu císařských porodů, je zvýšený příjem energie matkou (Roy, 2003; Wells, 2017). Dle této hypotézy přinesla změna ve stravování nadbytečnou a dostupnou energii v těhotenství, která vedla ke zvětšování velikosti novorozenců, ale selekce neměla dostatek času či důvodů pro přizpůsobení ženské pánve novému stravování (Roy, 2003).

Pozorovatelný rys v rámci vývoje a přetváření ženské pánve, během života jedince, je rozšiřování a následné zkracování vzdálenosti mezi sedacími trny na sedací kosti (Huseynov et al., 2016). Sedací trny jsou větší u lidí než u ostatních primátů a to z důvodu, že vytvářejí důležité struktury pro uchycení vazů, které formují pánevní dno (Abitbol, 1988). Sedací trny a příslušné vazy, které se na ně váží, podstatně omezují rozměry pánevního kanálu, ale na druhou stranu poskytují oporu pro orgány v oblasti břicha a

pánve a navíc sagitálně stabilizují *sacrum* (Abitbol, 1988; Ashton-Miller and DeLancey, 2007; Tardieu et al., 2013). Tlak orgánů z břišní oblasti, který je během chůze vyvíjen, sice pozitivně ovlivňuje stabilitu lumbální páteře, ale silně zatěžuje pánevní dno (Hodges et al., 2005). Maximální únosná zátěž, působící na pánevní dno, by mohla reprezentovat, vedle metabolických limitů matky, omezujících ekologických faktorů či snížení lokomočního výkonu, další možný limitující faktor pro rozměry ženské pánve (Huseynov et al., 2016).

Porodní dilemma dle autorek Rosenberg (1992) a LaVelle (1995) neobjasňuje kompromis mezi porodem novorozenců s velkou hlavou a efektivitou bipední lokomoce. V prvotní formulaci hypotézy porodního dilemma se její autor Washburn (1960) nicméně o vztahu s efektivitou lokomoce nezmiňuje. Domněnku, že široká pánev snižuje efektivitu bipední lokomoce, kterou formulovala také Wall-Scheffler a kolektiv (2007), ale vyvrátila ve své studii Warrener a kolektiv (2015). Zde bylo dokázáno, že efektivitu lokomoce neovlivňuje biacetabulární šířka, která nekoreluje s energetickými náklady na lokomoci během chůze či běhu.

Porodní dilemma se snaží vysvětlit vztah mezi složitostí lidského porodu a velikostí a tvarem ženské pánve, také nám ukazuje, na jaké faktory docházelo k působení selekce. Recentní výzkumy posouvají chápání porodního dilematu a přinášejí alternativní vysvětlení. Široký porodní kanál nezvyšuje ženské náklady na lokomoci (Warrener et al., 2015), a tak šířku ženské pánve a velikost novorozence musí ovlivňovat jiné faktory. Pokud tedy široká ženská pánev nezvyšuje lokomoční náklady, proč nebyla selekce nakloněna ještě širším rozměrům pánve, aby snížila přetrvávající rizika během porodu způsobené příliš velkými rozměry hlavy plodu tak, aby prošla porodními cestami? Tuto otázku bychom si mohli vysvětlit metabolickými limity matky (Dunsworth et al., 2012), nebo maximálním únosným tlakem na pánevní dno, způsobeným okolními orgány (Hodges et al., 2005; Huseynov et al., 2016).

## 6. Závěr

Primáti vykazují řadu pohlavně dimorfních znaků. Pohlavní rozdíly jsou u primátů pozorovatelné především v tělesné velikosti, samice bývají celkově menší než samci a rozměry pánevního vchodu jsou ve většině případů u samic větší. U lidí je tomu obdobně. Ženy jsou v průměru nižší, mají menší hmotnost těla, kratší dolní končetiny a větší rozměry porodnické pánve.

Uvedené morfologické znaky lidského pohlavního dimorfismu se promítají i do odlišností v lokomoci. Ženy mají oproti mužům kratší délku dolních končetin, což způsobuje vyšší frekvenci a kratší délku kroků. Nižší ženská tělesná hmotnost ovlivňuje energetické lokomoční náklady, které mají ženy nižší o 20 % během chůze a o 16 % při běhu. Optimální rychlost chůze i běhu žen je nižší než u mužů. Z důvodu nárůstu hmotnosti se těhotné ženy, oproti ženám mimo těhotenství, vyznačují vyšší frekvencí kroků, jejich zkrácením a rozšířením, pomalejší chůzí a širší opornou bází. Tyto rozdílnosti vedou k vyšším lokomočním nákladům během těhotenství a to až o 12 %. Obdobně je tomu i u nošení nákladu, kdy se zkracuje délka kroků i jejich frekvence a lokomoční náklady se zvyšují v závislosti na zátěži až o 47 %. Při nošení nákladu přináší relativně rozměrnější ženská pánev v bitrochanterické šíři výhody ve snížení lokomočních nákladů.

V rámci hypotézy porodního dilematu je předpokládáno, že během evoluce člověka docházelo ke kompetici dvou protichůdných požadavků na velikost ženské pánve. Porodní dilema je prvotně formulované jako kompromis mezi porodem novorozenců s velkou hlavou, tedy selekcí na širokou pánev a bipední lokomocí, tedy selekcí na pánev úzkou. Dle původní hypotézy se dilema vyřešilo porodem v méně vyvinuté fázi novorozeněte, než je tomu u příbuzných primátů. Oproti tomu novější hypotézy vysvětlují načasování porodu metabolickými limity matky, ale vysvětlují i dále se nerozšiřující pánev ekologickým omezením velikosti těla žen, nebo opornou funkcí pánevního dna, které poskytuje oporu břišním orgánům a při dalším rozšíření by již při lokomoci ženy docházelo k neúnosnému tlaku na pánevní dno v oblasti pánevního kanálu. Závěrem lze říci, že relativně široká ženská pánev nesnižuje efektivitu lidské lokomoce a naopak poskytuje ženám jak stabilitu při nošení nákladů, zahrnující těhotenství, tak i flexibilitu v rychlosti chůze.

## **7. Seznam literatury**

- Abitbol, M.M., 1988. Evolution of the ischial spine and of the pelvic floor in the hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*. 75, 53–67.
- Alexander, R.M., 2002. Energetics and optimization of human walking and running: The 2000 Raymond Pearl memorial lecture. *American Journal of Human Biology*. 14, 641–648.
- Ashton-Miller, J.A., DeLancey, J.O.L., 2007. Functional Anatomy of the Female Pelvic Floor. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1101, 266–296.

- Barber, E.L., Lundsberg, L., Belanger, K., Pettker, C.M., Funai, E.F., Illuzzi, J.L., 2011. Contributing Indications to the Rising Cesarean Delivery Rate. *Obstetrics and gynecology*. 118, 29–38.
- Bogin, B., 1999. *Patterns of human growth*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brown, K.M., Handa, V.L., Macura, K.J., DeLeon, V.B., 2013. Three-dimensional shape differences in the bony pelvis of women with pelvic floor disorders. *International Urogynecology Journal*. 24, 431–439.
- Chumanov, E.S., Wall-Scheffler, C., Heiderscheit, B.C., 2008. Gender differences in walking and running on level and inclined surfaces. *Clinical Biomechanics*. 23, 1260–1268.
- Čihák, R., 2011. *Anatomie 1*, 3rd ed. Grada Publishing, a.s., Praha.
- Correia, H., Balseiro, S., De Areia, M., 2005. Sexual dimorphism in the human pelvis: Testing a new hypothesis. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology*. 56, 153–160.
- Donelan, J.M., Kram, R., Kuo, A.D., 2001. Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 268, 1985–1992.
- Dunsworth, H.M., Warrener, A.G., Deacon, T., Ellison, P.T., Pontzer, H., 2012. Metabolic hypothesis for human altriciality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109, 15212–15216.
- Ellison, P., 2008. Energetics, Reproductive Ecology, and Human Evolution. *PaleoAnthropology* 2008. 172–200.
- Fedigan, L.M., 1986. The Changing Role of Women in Models of Human Evolution. *Annual Review of Anthropology*. 15, 25–66.
- Fischer, B., Mitteroecker, P., 2015. Covariation between human pelvis shape, stature, and head size alleviates the obstetric dilemma. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 112, 5655–5660.
- Forczek, W., Staszkiwicz, R., 2012. Changes of kinematic gait parameters due to pregnancy. *Acta of Bioengineering and Biomechanics*. 14, 113–119.
- Freyer, D.W., Wolpoff, M.H., 1985. Sexual dimorphism. *Annual Review of Anthropology*. 14, 429–473.
- Fryar, C., Gu, Q., Ogden, C., Flegal, K., 2016. Anthropometric reference data for children and adults: United States, 2011–2014. *National Center for Health Statistics. Vital Health Stat*, 3.
- Gaulin, S.J.C., Sailer, L.D., 1985. Are Females the Ecological Sex? *American Anthropologist*. 87, 111–119.
- Gray, J.P., Wolfe, L.D., 1980. Height and sexual dimorphism of stature among human societies. *American Journal of Physical Anthropology*. 53, 441–456.
- Grieve, D.W., Gear, R.J., 1966. The Relationships Between Length of Stride, Step Frequency, Time of Swing and Speed of Walking for Children and Adults. *Ergonomics*. 9, 379–399.

- Griffin, T.M., Roberts, T.J., Kram, R., 2003. Metabolic cost of generating muscular force in human walking: insights from load-carrying and speed experiments. *Journal of Applied Physiology*. 95, 172–183.
- Gustafsson, A., Lindenfors, P., 2004. Human size evolution: no evolutionary allometric relationship between male and female stature. *Journal of Human Evolution*. 47, 253–266.
- Hodges, P.W., Martin Eriksson, A.E., Shirley, D., Gandevia, S.C., 2005. Intra-abdominal pressure increases stiffness of the lumbar spine. *Journal of Biomechanics*. 38, 1873–1880.
- Hurtado, A.M., Hawkes, K., Hill, K., Kaplan, H., 1985. Female subsistence strategies among Ache hunter-gatherers of Eastern Paraguay. *Human Ecology*. 13, 1–28.
- Huseynov, A., Zollikofer, C.P.E., Coudyzer, W., Gascho, D., Kellenberger, C., Hinzpeter, R., León, M.S.P. de, 2016. Developmental evidence for obstetric adaptation of the human female pelvis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 113, 5227–5232.
- Jungers, W.L., 1982. Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature*. 297, 676–678.
- Kramer, P.A., 2004. The behavioral ecology of locomotion. In: Meldrum, D.J., Hilton, C.E. (Eds.), *From Biped to Strider: The Emergence of Modern Human Walking, Running and Resource Transport*. Kluwer Academic, New York, pp. 101–115.
- Kurki, H.K., 2011. Pelvic dimorphism in relation to body size and body size dimorphism in humans. *Journal of Human Evolution*. 61, 631–643.
- LaFiandra, M., Wagenaar, R.C., Holt, K.G., Obusek, J.P., 2003. How do load carriage and walking speed influence trunk coordination and stride parameters? *Journal of Biomechanics*. 36, 87–95.
- LaVelle, M., 1995. Natural selection and developmental sexual variation in the human pelvis. *American Journal of Physical Anthropology*. 98, 59–72.
- McDowell, M.A., Fryar, C.D., Ogden, C.L., Katherine M. Flegal, 2008. Anthropometric reference data for children and adults: United States, 2003–2006. *National health statistics reports*. National Center for Health Statistics. 2008, 10.
- McPherson, F.J., 2013. Sexual Dimorphism in Primates. *Journal of Primatology*, 2. e121.
- Plavcan, J.M., 2001. Sexual dimorphism in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology*. 116, 25–53.
- Rodríguez, G., Samper, M.P., Olivares, J.L., Ventura, P., Moreno, L.A., Pérez-González, J.M., 2005. Skinfold measurements at birth: sex and anthropometric influence. *Archives of Disease in Childhood - Fetal and Neonatal Edition*. 90, 273–275.
- Rosenbaum, S., Skinner, R.K., Knight, I.B., Garrow, J.S., 1985. A survey of heights and weights of adults in Great Britain, 1980. *Annals of Human Biology*. 12, 115–127.
- Rosenberg, K., Trevathan, W., 2002. Birth, obstetrics and human evolution. *BJOG: An International Journal of Obstetrics and Gynaecology*. 109, 1199–1206.
- Rosenberg, K.R., 1992. The evolution of modern human childbirth. *American Journal of Physical Anthropology*. 35, 89–124.

- Rosenberg, K.R., Golinkoff, R.M., Zosh, J.M., 2004. Did Australopithecines (or Early Homo) Sling? *Behavioral and Brain Sciences*. 27, 522–522.
- Roy, R.P., 2003. A Darwinian view of obstructed labor. *Obstetrics and Gynecology*. 101, 397–401.
- Ruff, C., 1987. Sexual dimorphism in human lower limb bone structure: relationship to subsistence strategy and sexual division of labor. *Journal of Human Evolution*. 16, 391–416.
- Ruff, C., 2002. Variation in Human Body Size and Shape. *Annual Review of Anthropology*. 31, 211–232.
- Ruff, C.B., 1991. Climate and body shape in hominid evolution. *Journal of Human Evolution*. 21, 81–105.
- Schultz, A.H., 1949. Sex differences in the pelves of primates. *American Journal of Physical Anthropology*. 7, 401–424.
- Smith, R.J., Jungers, W.L., 1997. Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution*. 32, 523–559.
- Steudel-Numbers, K.L., Tilkens, M.J., 2004. The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: implications for fossil hominins. *Journal of Human Evolution*. 47, 95–109.
- Steudel-Numbers, K.L., Wall-Scheffler, C.M., 2009. Optimal running speed and the evolution of hominin hunting strategies. *Journal of Human Evolution*. 56, 355–360.
- Tardieu, C., Bonneau, N., Hecquet, J., Boulay, C., Marty, C., Legaye, J., Duval-Beaupère, G., 2013. How is sagittal balance acquired during bipedal gait acquisition? Comparison of neonatal and adult pelves in three dimensions. Evolutionary implications. *Journal of Human Evolution*. 65, 209–222.
- Ústav zdravotnických informací a statistiky České republiky, 2002. Výběrové šetření o zdravotním stavu české populace (HIS CR 2002) - Index tělesné hmotnosti (III. díl).
- Wall-Scheffler, C. m., Geiger, K., Steudel-Numbers, K. l., 2007. Infant carrying: The role of increased locomotory costs in early tool development. *American Journal of Physical Anthropology*. 133, 841–846.
- Wall-Scheffler, C.M., 2012. Size and Shape: Morphology's Impact on Human Speed and Mobility. *Journal of Anthropology*. 2012, 1–9.
- Wall-Scheffler, C.M., Myers, M.J., 2009. Reproductive costs for everyone: how female frontal loads impact mobility. *American Journal of Physical Anthropology*. 64, 448–456.
- Wall-Scheffler, C.M., Myers, M.J., 2013. Reproductive costs for everyone: How female loads impact human mobility strategies. *Journal of Human Evolution*. 64, 448–456.
- Wall-Scheffler, C.M., Myers, M.J., 2017. The Biomechanical and Energetic Advantages of a Mediolaterally Wide Pelvis in Women. *The Anatomical Record*. 300, 764–775.
- Wall-Scheffler, C.M., Steudel-Numbers, K., 2011. The meaning of within population dimorphism for group mobility. *American Journal of Physical Anthropology*. 144, 303–304.

- Warrener, A.G., Lewton, K.L., Pontzer, H., Lieberman, D.E., 2015. A Wider Pelvis Does Not Increase Locomotor Cost in Humans, with Implications for the Evolution of Childbirth. PLOS ONE. 10, e0118903.
- Washburn, S.L., 1960. Tools and Human Evolution. Scientific American. 203, 62–75.
- Watson, J.C., Payne, R.C., Chamberlain, A.T., Jones, R.K., Sellers, W.I., 2008. The energetic costs of load-carrying and the evolution of bipedalism. Journal of Human Evolution. 54, 675–683.
- Wells, J.C., Treleaven, P., Cole, T.J., 2007. BMI compared with 3-dimensional body shape: the UK National Sizing Survey. The American Journal of Clinical Nutrition. 85, 419–425.
- Wells, J.C.K., 2017. The New “Obstetrical Dilemma”: Stunting, Obesity and the Risk of Obstructed Labour. The Anatomical Record. 300, 716–731.
- White, T.D., Folkens, P.A., 1991. Human osteology, 1st ed. Academic Press, San Diego.
- White, T.D., Folkens, P.A., 2005. The Human Bone Manual, 1st ed. Academic Press, Burlington.